ÉTUDE DE LA CROISSANCE DES MÂCHOIRES PHARYNGIENNES CHEZ *TRACHINOTUS TERAIA* (CARANGIDAE, PERCIFORMES) À L'AIDE DE LA TECHNIQUE DU MARQUAGE VITAL *

par

L. TRÉBAOL (1), H. FRANCILLON-VIEILLOT (2) et F. J. MEUNIER (2)

RÉSUMÉ. - L'étude de la dynamique de la croissance des mâchoires pharyngiennes du Carangidé *Trachinotus teraia* (Cuvier & Valenciennes, 1832) a été effectuée sur des animaux en élevage, régulièrement injectés avec des fluoromarqueurs différents. L'odontogenèse se fait dans la zone cavitaire au coeur des mâchoires. Les dents, noyées dans de l'os acellulaire vascularisé, sont passivement repoussées vers la surface occlusale en résorption alors que les canaux vasculaires se bouchent progressivement par ostéogenèse centripète.

ABSTRACT. - Study of the growth of the pharyngeal jaws of *Trachinotus teraia* (Carangidae, Perciformes) using a vital labelling technique.

The study of the growth of the pharyngeal jaws of the carangid *Trachinotus teraia* (Cuvier & Valenciennes, 1832) carried out on tank-reared animals regularly injected with various fluorochromes allows to determine the dynamics of this growth. Odontogenesis takes place in the cavitary area in the innermost part of the jaw bones. The teeth are embedded in an acellular vascularized bony tissue and are progressively displaced towards the free abrasive surface which experiences resorption whereas the bone vascular canals are regularly filled up by centripetal osteogenesis.

Mots-clés. - Carangidae, *Trachinotus*, Vital labelling, Pharyngeal jaws, Teeth, Growth.

La présence de denticules ou odontodes dans la cavité buccale et le pharynx, en relation avec les divers éléments du squelette viscéral, est une caractéristique générale des Ostéichthyens (Nelson, 1969; Liem et Greenwood, 1981; Lauder et Liem, 1983). Dans certains cas, ces odontodes ont une taille importante et, en se concentrant sur les éléments pharyngiens les plus postérieurs (5ème cératobranchial et pharyngobranchiaux postérieurs), transforment ces derniers en véritables mâchoires qui caractérisent certaines familles de Téléostéens (Cyprinidae, Labridae, Cichlidae, Scaridae, Carangidae,...) (Monod, 1951a, 1986; Bertin, 1958; Harder, 1975). Chez les Cyprinidae (Harder, 1975; Nakajima et Yue, 1989; Nakajima, 1990) ou les Cichlidae (Barel *et al.*, 1977; Huysseune, 1983, 1986, 1989) par exemple, les dents pharyngiennes, de formes variées, sont nettement séparées les unes des autres et insérées sur une base commune. En revanche, chez les Carangidae du genre *Trachinotus*, elles sont de petite taille et noyées dans la masse du tissu osseux constituant chaque mâchoire pharyngienne (Monod, 1951b; Meunier et Trébaol, 1987).

(1) "Environnement et ressources des milieux saumâtres tropicaux", ORSTOM, B.P. 5045, 911 Ave Agropolis, 34032 Montpellier cedex, FRANCE.
(2) Equipe "Formations squelettiques", URA CNRS 1137, Laboratoire d'Anatomie comparée, Université Paris 7, 2 Place Jussieu, 75251 Paris cedex 05, FRANCE.
* Les demandes de tirés-à-part sont à adresser à F.J. MEUNIER.

Cybium 1991, 15(4): 263-270.

Chez ces poissons, les mâchoires pharyngiennes inférieure et supérieure forment un appareil masticateur massif très spectaculaire par son développement: c'est un ensemble de deux "meules dentaires" particulièrement épaisses et opposées (Meunier et Trébaol, 1987). Elles jouent un rôle masticateur important en participant au broyage d'aliments durs (lamellibranches essentiellement, mais aussi crustacés à carapace épaisse) et s'avèrent donc soumises à de fortes contraintes mécaniques (Trébaol, 1991).

Les mâchoires pharyngiennes de *Trachinotus teraia* sont constituées de petites dents de 500 μm de diamètre, noyées dans la masse d'un tissu osseux acellulaire vascularisé (Meunier et Trébaol, 1987). D'après les données histologiques, il semble que la genèse de ces dents se fasse au centre de la mâchoire dans une région cavitaire et que, du fait de la croissance des différents tissus, elles "migreraient" ensuite passivement vers la surface d'abrasion; cette migration s'accompagnerait d'une diminution progressive du diamètre des canaux vasculaires en raison de dépôts centripètes d'os, au fur et à mesure que l'on se rapproche de la surface d'abrasion de la mâchoire, niveau auquel ils sont complètement oblitérés par de la substance osseuse (Meunier et Trébaol, 1987).

Pour tester la validité de cette hypothèse nous avons utilisé la technique du marquage vital multiple sur des individus juvéniles de *Trachinotus teraia* (Cuvier, 1832) pour suivre sur une période de 12 mois la dynamique des différents tissus minéralisés constituant les mâchoires pharyngiennes.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Matériel

Un lot de 40 poissons issus du milieu naturel lagunaire (Lagune Ebrié, Côte d'Ivoire) a été suivi pendant un an (mars 1985-mars 1986) à la station d'aquaculture lagunaire de Layo (près de Dabou, Côte d'Ivoire). Après une phase d'adaptation aux conditions d'élevage d'environ deux mois, les poissons (poids moyen 114 g $\pm$ 26 g) ont été identifiés individuellement au moyen de marques externes numérotées et placés dans une cage de 25 m^2. Ils ont été nourris biquotidiennement avec un aliment pour truite (TROUVIT OO, protéines brutes: 49%) distribué à raison d'une ration de 3% de la biomasse par jour.

Pendant l'élevage, les poissons ont subi 4 injections de fluorochromes. Un lot témoin a été élevé dans les mêmes conditions mais sans injection de fluorochrome afin de déceler une éventuelle modification de la croissance due aux colorants. Les poissons des deux lots ont été pesés une fois par mois pendant la phase expérimentale.

Marquage vital multiple

La technique du marquage vital (Weber et Rigdway, 1967; Meunier, 1974; Meunier et Boivin, 1978) consiste à injecter un poisson avec des colorants vitaux qui se fixent sélectivement sur les tissus osseux en cours de minéralisation. L'introduction de ces témoins temporels dans le squelette permet d'en étudier la croissance tant que les tissus minéralisés ne sont pas détruits.

Quatre fluorochromes ont été administrés, par injections intra-abdominales sous-pelviennes à des intervalles d'environ 3 mois (Tableau I), dans l'ordre suivant: la fluorescéine (DCAF), la tétracycline, l'alizarine et l'orangé de xylénol. Les dilutions et doses utilisées sont les suivantes:

- fluorescéine: à 2% dans du bicarbonate de soude à 2% (30 à 40 mg/kg);
- tétracycline: à 1% dans une solution de NaCl à 0,6% (50 mg/kg);
- alizarine: à 1,6% dans du NaCl à 0,6%. (80 mg/kg);
- orangé de xylénol: à 3% dans une solution aqueuse (90 mg/kg);

Tableau I. - Calendrier des injections des fluorochromes et évolution du poids moyen P (en g), de l'effectif E et du taux de croissance spécifique moyen TCS (%/j) pour le lot de poissons marqués. [*Table I. - Time-table of the injections of the fluorochromes and evolution of the average weight P (in g), the number of fishes E and of the specific growth rate TCS (%/j) for the labelled sample.*]

	Date	E	P	TCS	
1	07/03/85	40	111,2	-	Fluo
2	19/04/85	32	145,5	0,89	
3	27/05/85	28	213,9	1,28	
4	20/06/85	26	232,3	0,42	Tetra
5	24/07/85	26	258,2	0,35	
6	20/08/85	25	298,1	0,47	
7	17/09/85	25	366,8	0,86	Aliz
8	25/10/85	24	457,4	0,61	
9	29/11/85	24	559,1	0,69	
10	23/12/85	24	601,4	0,32	
11	21/01/86	22	594,4	- 0,01	Oran
12	25/02/86	18	588,4	- 0,07	
13	25/03/86	11	573,0	- 0,07	

Préparation des pièces squelettiques

Les pièces squelettiques ont été collectées sur deux poissons morts accidentellement au cours des contrôles mensuels et sur onze poissons sacrifiés au bout d'un an d'élevage, trois mois après la dernière injection.

Les mâchoires pharyngiennes ont été prélevées avec les tissus mous environnants dont elles ont été séparées après un bain dans l'eau bouillante. Toutes les pièces ont été conservées à sec et à l'abri de la lumière jusqu'au moment de l'observation.

Les observations histologiques des mâchoires pharyngiennes ont été faites sur des lames minces. Les pièces, incluses dans un bloc de stratyl (Norsodyne B 2900 AL, Péchiney St Gobain), ont été débitées en tranches de 150 μm environ. Celles-ci sont ensuite usées avec des abrasifs de grains décroissants. L'épaisseur définitive des lames minces varie de 70 à 90 μm. Les coupes sont observées dans une goutte d'alcool 70°, entre lame et lamelle au moyen d'un microscope à fluorescence (filtre d'excitation UG 12 + BG 38 et filtre d'arrêt K 530). Les marqueurs fluorescents apparaissent jaune-vert pour la fluorescéine, jaune d'or pour la tétracycline, rouge vif pour l'alizarine et rouge orangé pour l'orangé de xylénol.

Pour une étude qualitative de la minéralisation des différents constituants tissulaires des mâchoires, certaines préparations sont ensuite microradiographiées sur film haute résolution (SO 643, Kodak) avec un générateur à rayons X (tension de 20 KV et intensité de 8 mA). Les microradiographies sont alors montées entre lame et lamelle et observées au microscope photonique.

RÉSULTATS

Rappels structuraux

Une microradiographie d'une coupe transversale du 5ème cératobranchial (Fig. 1) permet de rappeler rapidement la structure particulière de ces organes, décrite plus longuement ailleurs (Meunier et Trébaol, 1987). Trois régions de développement inégal peuvent être définies. Une région "centrale" cavitaire constituée d'espaces peu ossifiés plus ou moins importants. Cette zone cavitaire (1/10e de l'épaisseur de la mâchoire) est surmontée par la région dentigère (8/10e), assez haute, comprenant des denticules (ou odontodes) noyés dans un os

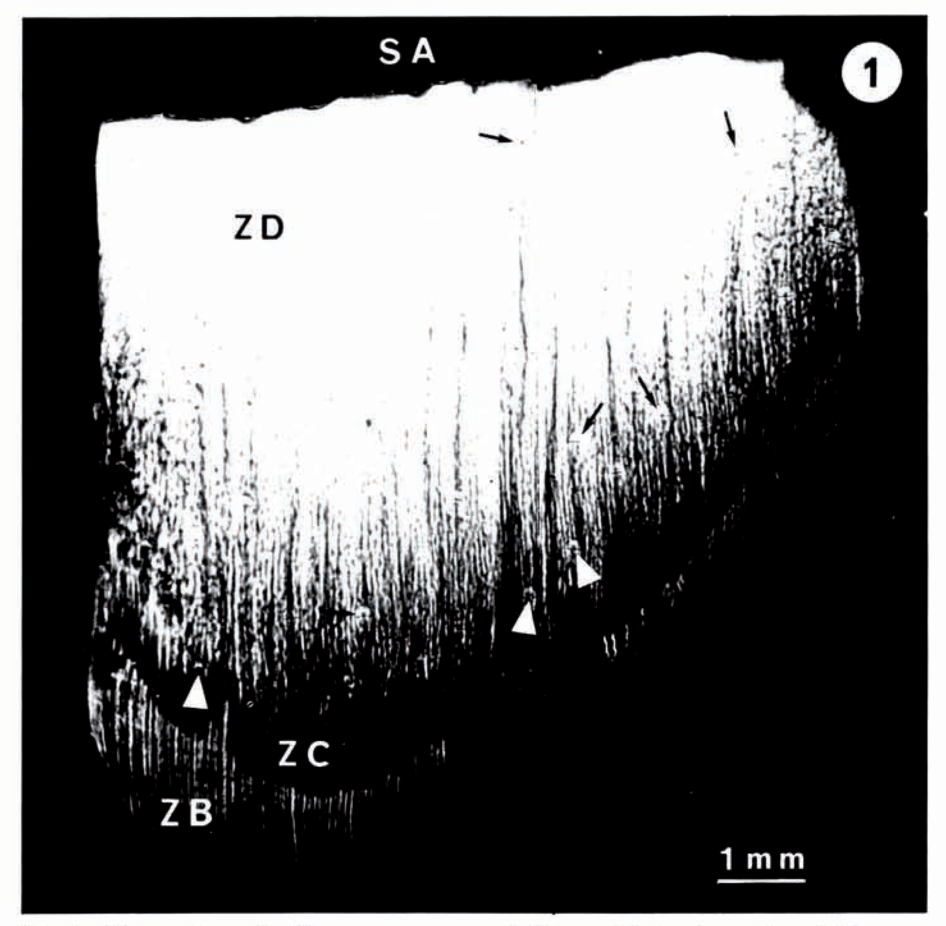


Fig. 1. - Microradiographie d'une coupe transversale d'une mâchoire pharyngienne inférieure montrant les trois régions caractéristiques: zone dentigère (ZD), zone cavitaire (ZC) et zone basale (ZB). De jeunes dents sont visibles près de la zone cavitaire (têtes de flèches blanches). Dans la zone dentigère on observe de nombreuses dents (flèches noires) noyées dans l'os acellulaire. (SA = surface d'abrasion). (Echelle = 1 mm). [*Microradiography of a cross-section of a lower pharyngeal jaw showing the three typical regions: dentigerous area (ZD), cavitary area (ZC) and basal area (ZB). Young teeth are seen in the cavitary area (white arrow heads). In the dentigerous area, numerous teeth embeded in bone tissue are seen (black arrows). (SA = abrasive surface). (Scale bar = 1 mm).*]

acellulaire d'autant moins vascularisé que l'on s'approche de la surface d'abrasion de la mâchoire; la direction principale des canaux vasculaires est orthogonale à la surface d'abrasion (Fig. 1). Enfin, sous la zone cavitaire, on observe une région basale osseuse (1/10e de l'épaisseur de la mâchoire), nettement plus réduite que la précédente, caractérisée par un os trabéculaire également dépourvu d'ostéocytes. Signalons, enfin, que l'os de la région dentigère qui se trouve près de la surface d'abrasion est finement fragmenté, résultat probable de contraintes mécaniques exercées sur la mâchoire lors du broyage des proies dont se nourrit l'animal.

La structure des pharyngobranchiaux supérieurs est en tous points identique à celle des cératobranchiaux. La seule différence notable est l'absence d'engrenage des deux mâchoires supérieures, contrairement aux deux inférieures qui s'engrennent étroitement grâce à un système d'excroissances osseuses et de dents (à structure dentigère identique à celle des odontodes de la région dentigère de la mâchoire).

Marquage vital

La croissance pondérale du lot marqué (Fig. 2) est parallèle à celle du lot témoin pendant les 9 premiers mois du suivi. Les injections des 3 premiers marqueurs n'ont donc pas affecté la croissance. A partir de janvier 1987, les deux courbes divergent: alors que le lot témoin poursuit sa croissance, le lot de poissons marqués maigrit. Ceci peut être interprété comme une conséquence de l'injection d'orangé de xylénol. De plus, ce dernier ne semble pas s'être fixé correctement sur les tissus minéralisés (très faible fluorescence) contrairement aux trois autres marqueurs qui donnent de bons marquages. Ce résultat confirme le moindre intérêt de ce fluorochrome chez les téléostéens (Meunier et Pascal, 1981; Boujard et Meunier, 1991).

Sur les coupes transversales, les trois premiers fluorochromes montrent 3 fronts de marquages successifs, parallèles à la surface d'abrasion (Fig. 3). La fluorescéine est la plus proche de la surface d'abrasion; dans bien des cas, même, elle est située dans la zone microfragmentée, ou bien elle peut avoir entièrement

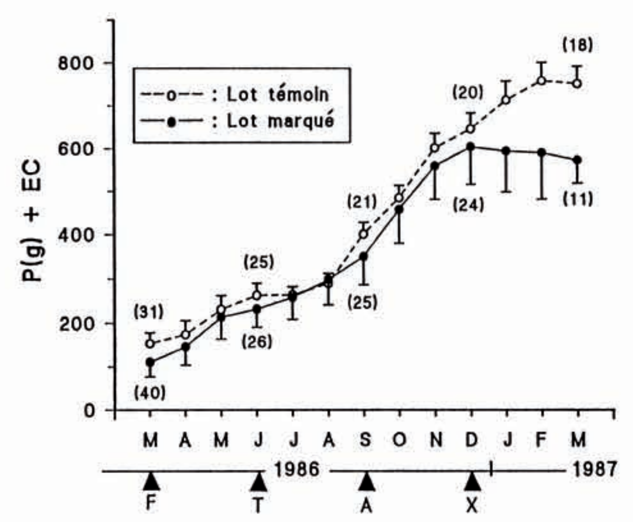


Fig. 2. - Evolution du poids moyen (en g) des poissons du lot témoin et du lot marqué. Date des injections des fluorochromes (F: fluorescéine, T: tétracycline, A: alizarine, O: orangé de xylénol). [*Evolution of the average weight (g) of the control (dotted line) and the labelled (uninterupted line) fishes. Time of the injection of the fluorochromes (F: fluoresceine, T: tetracycline, A: alizarine red, O: xylenol orange).*]

disparu. Le marquage à l'alizarine est localisé à peu près à mi-distance entre la zone cavitaire et la surface d'abrasion. La tétracycline est située entre les deux autres marqueurs.

Une observation superficielle des préparations montre une certaine complexité de la localisation des différents marqueurs. En effet, l'os constituant la mâchoire étant très vascularisé, les parois des cavités et des canaux vasculaires ont fixé les fluorochromes dans la mesure où elles étaient en voie de minéralisation au moment des injections. Toutefois, un examen attentif permet de détecter sur les coupes transversales (Fig. 4) et mieux encore sur les coupes frontales (Figs 5, 6), les différentes étapes de l'ostéogenèse. Les canaux vasculaires se comportent comme de véritables ostéones primaires dont la lumière se réduit progressivement par ostéogenèse centripète. Lorsque trois fluorochromes sont observables simultanément sur la coupe d'un canal vasculaire, la fluorescéine est la plus externe, l'alizarine la plus proche de la lumière de l'ostéone, la tétracycline se trouvant entre les deux. De plus, des dents marquées par l'alizarine ou par l'orangé de xylénol sont relativement fréquentes (Fig. 7). Elles sont de formation plus récente que celles marquées à la tétracycline et à la fluorescéine et toujours relativement proches de la zone cavitaire.

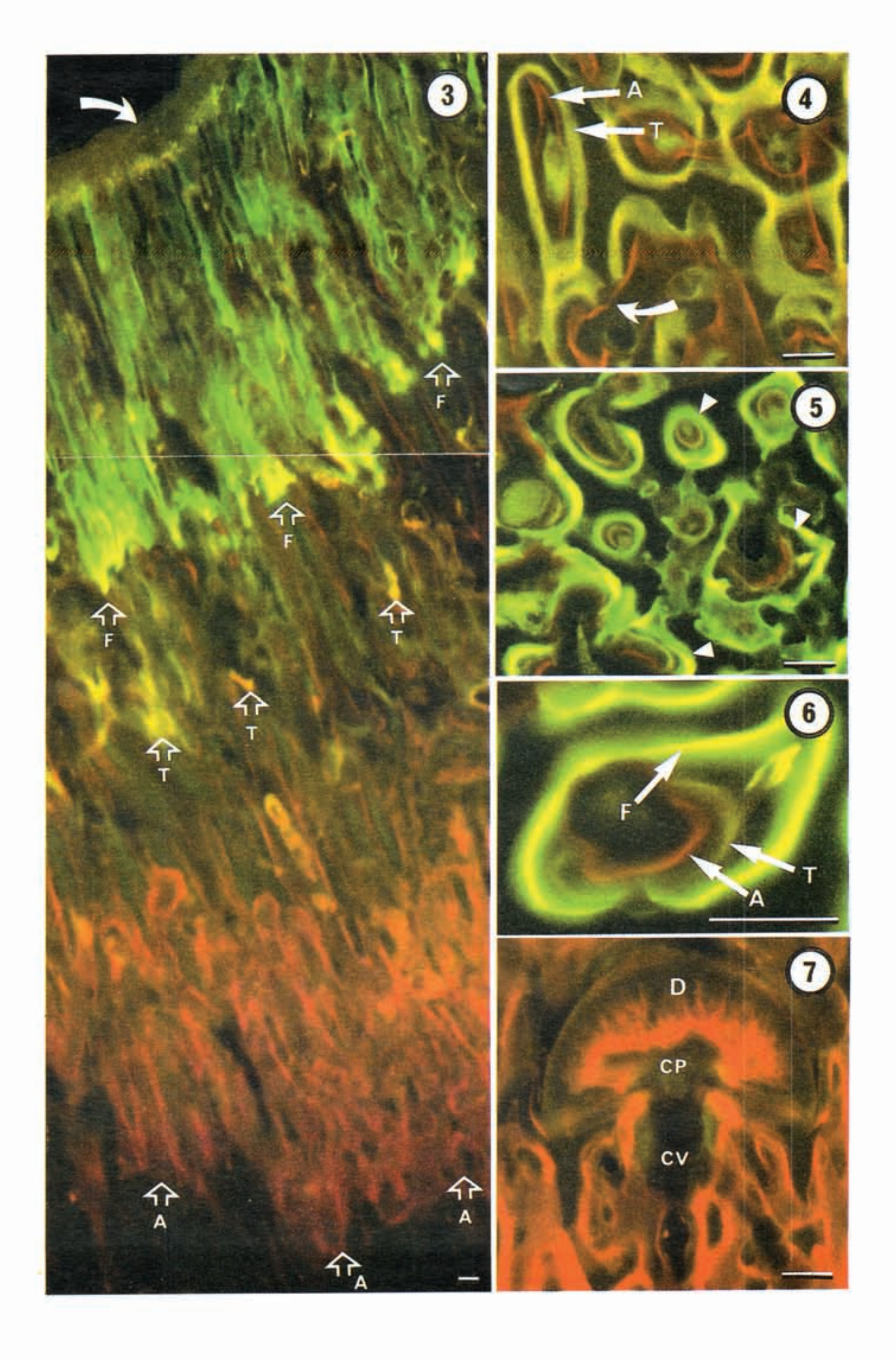
Fig. 3. - Coupe transversale d'une mâchoire inférieure montrant les trois premiers marqueurs. Le front de fixation de chacun des trois premiers fluorochromes (flèches) correspond à la zone d'ostéogenèse active de la zone cavitaire lors de chacune des injections. En avant de chacun de ces fronts, les marqueurs se sont déposés le long des parois des cavités vasculaires, donnant un gradiant décroissant de la fluorescence de chaque fluorochrome en direction de la surface d'abrasion de la mâchoire. (Echelle = 100 µm). [*Cross-section of a lower pharyngeal jaw showing the three first fluorochromes, each one corresponding to the successive steps of the osteogenetic front in the cavitary area. Ahead each front the fluorochrome has been laid down along the vascular canals giving a decreasing gradient of the fluorescence of each vital dye towards the abrasive surface of the jaw. (Scale bar = 100 µm).*]

Fig. 4. - Détail d'une coupe transversale dans une zone marquée par la tétracycline et par l'alizarine. Les canaux vasculaires de l'os sont coupés majoritairement selon leur axe longitudinal. Le marquage à la tétracycline est périphérique par rapport à celui à l'alizarine. De plus, une discordance entre ces deux marqueurs (flèche) souligne un processus local d'érosion-reconstruction. (Echelle = 100 µm). [*Cross-section. Detail of an area labelled with tetracycline and alizarine red. The vascular canals of the bone are sectioned mainly longitudinally. The teracycline mark is more peripheral than the alizarine mark. Moreover, an erosion-reconstruction process is obvious (arrow). (Scale bar = 100 µm).*]

Fig. 5. - Coupe frontale d'une mâchoire pharyngienne supérieure montrant, grâce aux trois marquages successifs, la réduction progressive de la lumière des canaux vasculaires qui apparaissent coupés transversalement (flèches). (Echelle = 100 µm). [*Frontal section of an upper pharyngeal jaw. The three labellings show the progressive reduction of the lumen of the vascular canals which appear cross-sectioned (arrows). (Scale bar = 100 µm).*]

Fig. 6. - Détail d'un canal vasculaire de la même coupe. Le dépôt osseux est centripète, de type ostéonal. Le canal vasculaire légèrement déporté sur la gauche de l'ostéone montre la présence d'un phénomène d'érosion-reconstruction. (Echelle = 100 µm). [*Detail of a vascular canal of the same section. Bone deposition is centripetal, of the osteonal type. The vascular canal has slightly shifted indicating an erosion-reconstruction process of the bone. (Scale bar = 100 µm).*]

Fig. 7. - Détail d'une coupe transversale de mâchoire pharyngienne inférieure montrant une dent marquée par l'alizarine. Le fluorochrome s'est déposé essentiellement dans la dentine circumpulpaire ainsi que sur les parois des canaux vasculaires voisins; (CP = cavité pulpaire; CV = canal vasculaire; D = dentine). (Echelle = 100 µm). [*Cross-section of a lower pharyngeal jaw. Detail showing a tooth labelled with alizarine red. The fluorochrome is laid down mainly in the circumpulpar dentine and on the walls of the bordering vascular canals; (CP = pulpal cavity; CV = vascular canal; D = dentine). (Scale bar = 100 µm).*]


3
F
F
F
T
T
T
A
A
A
4
A
T
5
6
F
T
A
7
D
CP
CV

DISCUSSION

Les hypothèses émises sur la dynamique globale de la squelettogenèse des mâchoires pharyngiennes (dents et divers tissus minéralisés constituant l'organe entier) sont donc vérifiées grâce au marquage vital. Ainsi, les dents apparaissent au centre de la mâchoire dans la zone cavitaire (Fig. 7). Elles "migrent" ensuite passivement avec l'os qui les entoure vers la surface d'abrasion (Fig. 3). En même temps que cette migration, les canaux vasculaires se bouchent progressivement par suite d'une ostéogenèse centripète caractéristique d'ostéones primaires (Fig. 6). Cette "oblitération" des canaux vasculaires peut faire intervenir des phénomènes d'érosion-reconstruction locaux (Figs 4, 6).

Une mise en place des dents au coeur même de la mâchoire pharyngienne pose la question de la part effective qui revient aux tissus épidermiques (épithelium pharyngien) d'une part, aux tissus dermiques d'autre part, dans les processus d'odontogenèse. En effet, tous les auteurs s'accordent sur une origine épidermo-dermique des dents buccales (Lison, 1954; Poole, 1967; Peyer, 1968; Shellis, 1978; Reif, 1982) y compris pour les dents pharyngiennes.

Le mode de développement des dents pharyngiennes de *Trachinotus* rappelle, à une échelle différente, celui des "dents coalescentes" décrites chez les Tetraodontidae et les Scaridae (Andreucci *et al.*, 1982; Britski *et al.*, 1985). Chez ces Téléostéens, les formations dentaires de taille très supérieure aux dents pharyngiennes du *Trachinotus*, et localisées sur les mâchoires labiales, prennent naissance également au coeur des mâchoires et "migrent" ensuite passivement vers la surface occlusale. Donc les processus de l'odontogenèse pourraient être assez voisins. Toutefois, l'intervention d'éléments épidermiques au coeur des mâchoires lors des processus de l'odontogenèse n'y a jamais été démontrée. Y a-t-il isolement précoce de cellules épithéliales au cours du développement comme le propose Andreucci (1968) pour *Spheroides testudineus* (Tetraodontidae)? Ou bien y a-t-il pénétration régulière d'éléments épithéliaux à partir de l'épithélium buccal ou pharyngien selon les cas? Ou bien encore, y a-t-il absence totale d'intervention d'éléments figurés épithéliaux? Une étude histologique classique sur du matériel fixé correctement devrait pouvoir apporter des éléments de réponse en faveur de l'une de ces hypothèses, tout au moins pour l'espèce considérée dans ce travail.

Les mâchoires pharyngiennes de *Trachinotus teraia* offrent un modèle intéressant pour l'étude des relations épidermo-dermiques intervenant dans la genèse des dents profondes et des "dents coalescentes" qui caractérisent soit les mâchoires pharyngiennes, soit les mâchoires labiales de diverses espèces de Téléostéens. Les perspectives de développement d'élevage de cette espèce ou d'espèces voisines (Trébaol, 1991) avec mise au point de reproduction artificielle laissent en effet espérer au spécialiste l'accès à un matériel permettant des études ontogénétiques, voire d'anatomie fonctionnelle, sur les éléments splanchnocrâniens postérieurs.

Remerciements. - Ce travail a bénéficié d'un contrat GCS-BBA "Aquaculture tropicale" (Incitation 1988 AQT.0.01).

RÉFÉRENCES

ANDREUCCI R.D., 1968. - Macroscopic and microscopic morphology of *Spheroides testudineus* (checkered puffer). *Acta Anat.*, 71: 448-471.

ANDREUCCI R.D., BRITSKI H.A. & J. CARNEIRO, 1982. - Structure and evolution of the tetraodontid teeth: an autoradiographic study (Pisces, Tetraodontiformes). *J. Morph.*, 171: 283-292.

BAREL C.D.N., VAN OIJEN M.J.P., WITTE F. & E.L.M. WITTE-MAAS, 1977. - An introduction to the taxonomy and morphology of the Haplochromine Cichlidae from lake Victoria. *Neth. J. Zool.*, 27: 333-389.

BERTIN L., 1958. - Appareil digestif. *In:* Traité de Zoologie: Les *Poissons (P.P. Grassé, ed.), 13: 1248-1302, Masson, Paris.*

BOUJARD T. & F.J. MEUNIER, 1991. - Croissance de l'épine pectorale, histologie osseuse et dimorphisme sexuel chez l'atipa, *Hoplosternum littorale* Hancock, 1828 (Callichthyidae, Siluriformes). *Cybium*, 15(1): 55-68.

BRITSKI H.A., ANDREUCCI R.D., MENEZES N.A. & J. CARNEIRO, 1985. - Coalescence of teeth in fishes. *Rev. Brasil. Zool.*, 2: 459-484.

HARDER W., 1975. - Anatomy of Fishes. E.S. Schweizerbartsche Verlag., Stuttgart, 612 pp.

HUYSSEUNE A., 1983. - Observations on tooth development and implantation in the upper pharyngeal jaws in *Astatotilapia elegans* (Teleostei, Cichlidae). *J. Morph.*, 175: 217-234.

HUYSSEUNE A., 1986. - Morphogenetic aspects of the pharyngeal jaws and neurocranial apophysis in postembryonic *Astatotilapia elegans* (Trawavas, 1933) (Teleostei, Cichlidae). Thèse Sciences, Gand, 249 pp.

HUYSSEUNE A., 1989. - Morphogenetic aspects of the pharyngeal jaws and neurocranial apophysis in postembryonic *Astatotilapia elegans* (Trewavas, 1933) (Teleostei: Cichlidae). *Acad. Anal. (Brussels)*, 51: 11-35.

LAUDER G.V. & K.F. LIEM, 1983. - The evolution and interrelationships of the Actinopterygian fishes. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 150: 95-197.

LIEM K.F. & P.H. GREENWOOD, 1981. - A functional approach to the phylogeny of the pharyngognath Teleosts. *Am. Zool.*, 21: 83-101.

LISON L., 1954. - Les dents. *In:* Traité de Zoologie, (P.P. Grassé, ed.), 12: 791-853, Masson, Paris.

MEUNIER F., 1974. - La technique de marquage vital des tissus squelettiques des Poissons. *Bull. Fr. Pisc.*, 255: 51-57.

MEUNIER F.J. & G. BOIVIN, 1978. - Action de la fluorescéine, de l'alizarine, du bleu de calcéine et de diverses doses de tétracycline sur la croissance de la truite et de la carpe. *Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys.*, 18: 1293-1308.

MEUNIER F.J. & M. PASCAL, 1981. - Etude expérimentale de la croissance cyclique des rayons de nageoire de la carpe (*Cyprinus carpio* L.). Résultats préliminaires. *Aquaculture*, 26: 23-40.

MEUNIER F.J. & L. TRÉBAOL, 1987. - Données histologiques sur les mâchoires pharyngiennes de *Trachinotus teraia* (Cuvier, 1832), Carangidae (Ostéichthyen, Perciformes) d'Afrique tropicale. *J. Biol. Bucc.*, 15: 239-248.

MONOD T., 1951a. - Notes sur le squelette viscéral des Scaridae. *Bull. Soc. Hist. Nat.*, Toulouse, 86: 191-194.

MONOD T., 1951b. - Dents à fonction non alimentaire chez un Téléostéen. *Bull. Mus.*, 2ème sér. 23: 357-359.

MONOD T., 1986. - Les Scaridés: certaines observations sur le crâne et le squelette pharyngien. *Oceanis*, 12: 339 (résumé).

NAKAJIMA T., 1990. - Morphogenesis of the pharyngeal teeth in the japanese dace, *Tribolodon hakonensis* (Pisces: Cyprinidae). *J. Morph.*, 205: 155-163.

NAKAJIMA T. & P. YUE, 1989. Development of the pharyngeal teeth in the big head, *Aristichthys nobilis* (Cyprinidae). *Jap. J. Ichthyol.*, 36: 42-47.

NELSON G.J., 1969. - Gill arches and the phylogeny of fishes, with notes on the classification of vertebrates. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 141: 475-552.

PEYER B., 1968. - Comparative odontology (R. Zangerl, ed.), Univ. Chicago Press, 347 pp.

POOLE D.F.G., 1967. - Phylogeny of tooth tissues: enameloid and enamel in recent Vertebrates, with a note on the history of cementum. *In:* Structural and Chemical Organization of Teeth, (A.E.W. Miles, ed.), 1: 111-149, Acad. Press New-York.

REIF W.E., 1982. Evolution of dermal skeleton and dentition in Vertebrates. The odontode regulation theory. *In: Evol. Biol.*, (M.K. Hecht, B. Wallace & G.T. Prance, eds.), 15: 287-368, Plenum Press New-York.

SHELLIS R.P., 1978. - The role of the inner dental epithelium in the formation of the teeth in fish. *In:* Development, Function and Evolution of Teeth. (P.M. Butler & K.A. Jowsey, eds.), 31-42, Acad. Press London.

TREBAOL L., 1991. - Biologie et potentialités aquacoles du carangidae *Trachinotus teraia* (Cuvier & Valenciennes, 1832) en milieu lagunaire ivoirien. ORSTOM éd. (Etudes et Thèses), Paris, 314 pp.

WEBER D.D. & G.J. RIGDWAY, 1967. - Marking pacific salmon with tetracycline antibiotics. *J. Fish. Res. Can.*, 24: 849-865.

Reçu le 06.06.1991.
Accepté pour publication le 23.09.1991.